

Ecología

El efecto pardalis: su variación espacial y temporal

The pardalis effect: its spatial and temporal variation

Nancy Silva-Magaña y Antonio Santos-Moreno *

Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Hornos 1003, Colonia Noche Buena, 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México

*Autor para correspondencia: asantasm90@hotmail.com (A. Santos-Moreno)

Recibido: 16 septiembre 2019; aceptado: 23 abril 2020

Resumen

Cuando los depredadores tope como el jaguar y el puma han desaparecido o disminuido su número, es común un aumento de las poblaciones de mesodepredadores, como el ocelote. Esto a su vez provoca una disminución poblacional de especies depredadoras de talla más pequeña, o una modificación de sus patrones de actividad, fenómeno conocido como “efecto pardalis”. No se ha documentado que tan común es este fenómeno ni sus variaciones. El objetivo de este estudio es caracterizar el efecto pardalis y su variación en un bosque mesófilo de montaña, un bosque de pino y una zona antropizada, así como el efecto de las actividades humanas sobre él en Oaxaca, sureste de México. Se estimó la abundancia y se caracterizaron los patrones de actividad de las especies de felinos por medio de fototrampeo. Se obtuvieron 270 registros fotográficos independientes de 5 especies de felinos. La densidad para todas las especies difirió significativamente entre tipos de cobertura vegetal. No se encontraron diferencias significativas entre temporadas ni entre tipos de cobertura vegetal para los depredadores tope y el ocelote, pero sí entre tipos de cobertura vegetal para los felinos de talla menor. El efecto pardalis solamente se observó en la zona antropizada.

Palabras clave: Fototrampeo; Coexistencia; Mesodepredadores

Abstract

When the top predators such as the jaguar and the puma have disappeared or their numbers have decreased, an increase in the populations of mesopredators such as the ocelot is common, which in turn causes a decrease in the predator species of smaller size, or a modification of their activity patterns, a phenomenon known as the “pardalis effect”. It has not been documented how common this phenomenon is or its variations. The objective of this study is to characterize the pardalis effect and its variation in a cloud forest, a pine forest and an anthropized area, and the effect of human activities on it in Oaxaca, southeastern Mexico. Abundance was estimated and the activity patterns of the feline species were characterized by photo-trapping. Two hundred seventy independent photographic records of 5 feline species were obtained. Density for all species differed significantly between types of vegetation cover. No significant differences were found among seasons or among types of vegetation cover for the top predators and

the ocelot, but among types of plant cover for felines of smaller size. The pardalis effect was only observed in the anthropized area.

Keywords: Photo-trapping; Co-occurrence; Mesopredators

Introducción

El ocelote *Leopardus pardalis* es un agente importante en la naturaleza como controlador del tamaño poblacional de las presas de las que se alimenta (Murray y Gardner, 1997). Como todos los felinos, es un depredador activo (Murray y Gardner, 1997). Se desempeña como agente limitante de otros felinos más pequeños, como el tigrillo *L. wiedii*, la oncilla *L. tigrinus*, el yaguarundi *Puma yagouaroundi* (De Oliveira et al., 2010) y el gato de Geoffrey *L. geoffroyi* (De Oliveira et al., 2008). En algunas regiones de Sudamérica, los felinos más pequeños son poco frecuentes y evitan los sitios donde está presente el ocelote, que es abundante, fenómeno conocido como “efecto pardalis” (De Oliveira et al., 2010). En donde ocurre este efecto, el ocelote puede determinar la dinámica de la comunidad de depredadores de talla media o mesodepredadores, en lugar de los de talla grande o depredadores tope, como el jaguar *Panthera onca* y el puma *Puma concolor*. Por el contrario, a medida que disminuye el tamaño poblacional del ocelote, el tamaño poblacional de los felinos de talla más pequeña se eleva, debido a la reducción de la depredación del ocelote sobre ellos (Hernández-Sánchez et al., 2017). Aunque este efecto ya se ha documentado en algunos estudios en el sureste de México, este de Bolivia y sur de Brasil (De Oliveira et al., 2008, 2010; Hernández-Sánchez et al., 2017; Maffei et al., 2005; Trolle, 2003), se desconoce si este fenómeno se presenta en otras regiones, sus variaciones en distintos tipos de vegetación y sus fluctuaciones temporales (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2015).

En trabajos realizados con mamíferos carnívoros simpátricos, la coexistencia parece estar relacionada con variables que incluyen diferentes especies y tamaños de presas, horarios o patrones de actividad, hábitat y uso diferencial del espacio (Hernández, 2015). Las especies que coexisten deben diferir en sus requerimientos ecológicos o se presentará una exclusión competitiva, lo que se conoce como ley de Gause, la cual afirma que 2 especies cercanas no ocuparán los mismos sitios, sino que se desplazarán de tal manera que cada una tome posesión de cierto tipo de alimento y/o formas de vida (Gause, 1934; Hernández, 2015).

La coexistencia, además de incrementar la competencia y la posible exclusión de algunas especies hacia ambientes subóptimos, podría tener como consecuencia la declinación poblacional de las especies menos dominantes

(Fretwell y Lucas, 1969). En algunos casos, la presencia y detectabilidad de las especies de menor talla podría estar influenciada por la presencia de individuos de especies de talla mayor (Kissling et al., 2010). Metodológicamente, la coexistencia (ψ) ha sido evaluada en diversos estudios por medio de modelos de ocupación (Mackenzie et al., 2006). Hay diversos estudios en el sureste de México que describen los patrones de abundancia relativa y gremios tróficos de mamíferos carnívoros, pero pocos se enfocan en la coexistencia. Estos estudios se centran en las especies de talla corporal grande, como jaguar y puma, pero para los mesodepredadores, no se cuenta con este tipo de información (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2014). Los modelos de ocupación se han aplicado en pocas ocasiones a la investigación de la coexistencia entre especies de felinos (Di Bitetti et al., 2010; Sollmann et al., 2012; Pérez-Irineo, 2014; Massara et al., 2017). Por lo tanto, en este trabajo evaluamos si existe la presencia del efecto pardalis, cómo varía en 3 tipos de cobertura vegetal y entre temporadas climáticas.

Materiales y métodos

Este estudio fue realizado en la sierra Norte del estado de Oaxaca, en el municipio de Santiago Comaltepec, en el distrito de Ixtlán de Juárez, dentro del sistema montañoso de la sierra Norte (INEGI, 2002). Está ubicado entre los 17°32' y 17°44' N, 96°16' y 96°36' O; altitud entre 100 y 3,200 m snm.

Los principales usos de suelo en este municipio son la agricultura (30.02%), zona urbana (0.21%), selva (38.21%), bosques (31.20%) y pastizal inducido (0.36%) (INEGI, 2005). Predominan 3 tipos de vegetación: el bosque mesófilo de montaña, que ocupa el 50% del territorio, bosque templado y bosque de altura que ocupa 20%, y selva mediana que ocupa 30% (Era, 1997). Las zonas de interés (tipos de cobertura vegetal) para este estudio fueron: el bosque mesófilo de montaña, bosque de pino y una zona antropizada (constituida por remanentes de selva alta perennifolia, zonas de cultivo, pastizales y potreros) (fig. 1).

El muestreo se llevó a cabo de junio de 2016 a mayo de 2017, con 62 trampas-cámara marcas Bushnell Trophy Cam™ (5 MP); Bushnell Trophy Cam HD™ (8 MP); Moultrie 990i Digital Game Camera (4 MP) y Eagle Ere-E1B (12MP). Estas permanecieron activas

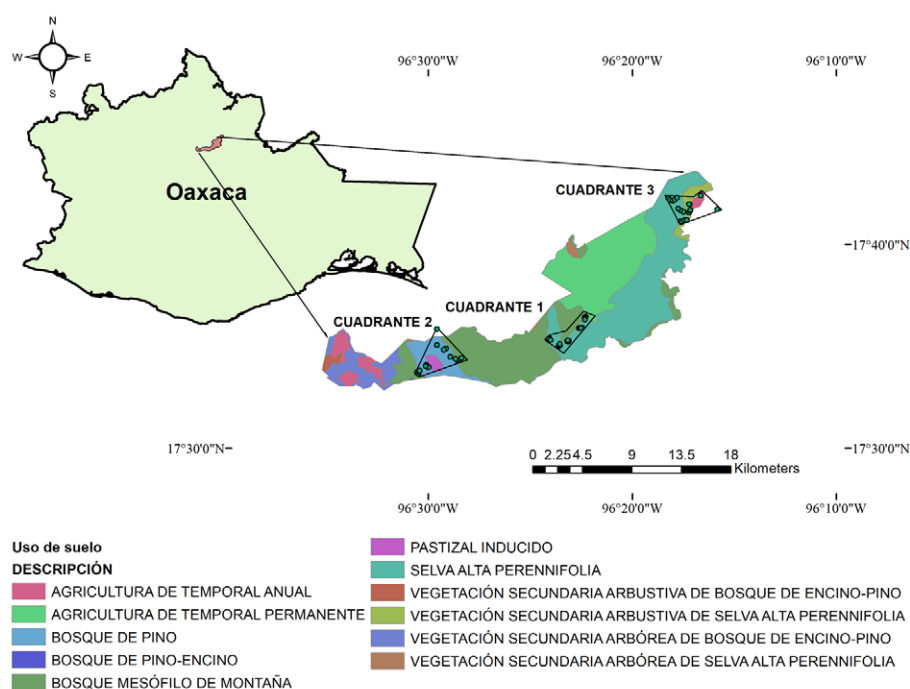


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio en el municipio de Santiago Comaltepec, sierra Norte, Oaxaca. Los polígonos indican la ubicación de las estaciones de fototrampeo.

permanentemente, se ubicaron 3 cuadrantes (1 por tipo de cobertura vegetal) con 20-21 trampas-cámara en cada uno. La distancia entre trampas-cámara fue de 0.5 a 1.5 km, con un intervalo mínimo de retraso entre fotografías de 1 segundo. La identificación de los individuos de las especies que presentan un patrón corporal con manchas (*Panthera onca*, *Leopardus pardalis* y *L. wiedii*) fue de acuerdo con Trolle y Kéry (2003) y para *P. concolor* y *P. yagouaroundi* con Kelly y Holub (2008).

Para evitar pseudoreplicación de datos, se consideró como un registro independiente todas las fotografías pertenecientes a una especie o a un individuo reconocible dentro de un ciclo de 24 horas por estación de trapeo (Di Bitetti et al., 2006; Hernández-Sánchez et al., 2017; Pérez-Irinea y Santos-Moreno, 2010). La abundancia se expresó como densidad poblacional, es decir, número de individuos por unidad de superficie (ind/km²). Para estimar la densidad primero se aplicó el modelo probabilístico para poblaciones demográficamente abiertas de Cormack-Jolly-Seber (CJS), que incluye 2 parámetros: probabilidad de supervivencia (Φ) y probabilidad de captura (p) (Lebreton et al., 1992). Se construyeron historias de captura-recaptura de los individuos identificados, con datos del flanco registrado con mayor frecuencia (Pérez-Irinea, 2014). Para el caso de las especies que presentan

machas como: tigrillo, ocelote y jaguar, los individuos se reconocieron por el patrón de éstas, mientras que en el caso de las especies que no presentan este tipo de marcas, como el puma y yaguarundi, se reconocieron por la presencia de cicatrices y otras marcas, tamaño relativo y variaciones en la coloración. Cada mes fue un periodo de muestreo.

Los modelos candidatos se construyeron con 2 variantes: supervivencia constante (Φ) y probabilidad de captura constante (p) o variable a través de las temporadas climáticas de lluvia (junio-noviembre) y sequía (diciembre-mayo) (p_t): Φ_p y Φ_{p_t} (tabla 1). La selección del modelo final se llevó a cabo por medio del quasi-criterio de información de Akaike (QAIC, Burnham y Anderson, 2002). Para la construcción y análisis de los modelos se utilizó el programa Mark 8.0 (Cooch y White, 2014). El tamaño poblacional (N) se estimó de manera indirecta $N = n/p$, donde n es el número de individuos registrados y p es la probabilidad de captura estimada a partir del modelo CJS (Lebreton et al., 1992; Lindenmayer et al., 1998). Finalmente, para cada especie la densidad poblacional se calculó al dividir el número de individuos estimados a partir del mejor modelo de captura-recaptura entre el área del polígono definido por todas las estaciones de muestreo (Pérez-Irinea, 2014).

Tabla 1

Descripción de modelos para poblaciones demográficamente abiertas de félidos en 3 tipos de cobertura vegetal (BMM = bosque mesófilo de montaña; BP = bosque de pino; ZA = zona antropizada); ϕ = probabilidad de supervivencia; p = probabilidad de captura; t = tiempo; QAICc = cuasi-criterio de información de Akaike; δ QAICc = diferencias entre el modelo respectivo y el mejor modelo; peso QAICc = contribución relativa de cada modelo respecto de la suma de todos los modelos.

| Cobertura Vegetal | Especie | Modelo | QAICc | δ QAICc | Peso QAICc | Número de parámetros | QDe varianza |
|-------------------|------------------------|-----------|----------|----------------|------------|----------------------|--------------|
| BMM | <i>P. onca</i> | Φp | 10.7301 | 0.00 | 1.00 | 2 | 6.7301 |
| | <i>L. pardalis</i> | Φp | 2.00 | 0.00 | 1.00 | 1 | 0.00 |
| | <i>L. wiedii</i> | Φp | 54.6629 | 0.00 | 0.969 | 2 | 46.7994 |
| | | Φpt | 61.5473 | 6.8844 | 0.031 | 4 | 46.3303 |
| BP | <i>P. concolor</i> | Φp | -2.00 | 0.00 | 1.00 | 1 | 0.00 |
| | <i>L. pardalis</i> | Φp | -2.00 | 0.00 | 1.00 | 1 | 0.00 |
| | <i>P. yagouaroundi</i> | Φp | -5.2274 | 0.00 | 1.00 | 2 | 2.7726 |
| | <i>L. wiedii</i> | Φp | 29.762 | 0.00 | 0.95388 | 2 | 23.762 |
| | | Φpt | 35.8205 | 6.0585 | 0.04612 | 4 | 17.8205 |
| ZA | <i>P. onca</i> | Φp | -0.7951 | 0.00 | 0.5252 | 2 | 7.2049 |
| | | Φpt | -0.5933 | 0.2018 | 0.4748 | 3 | 5.4067 |
| | <i>P. concolor</i> | Φp | -3.2274 | 0.00 | 0.59438 | 3 | 2.7726 |
| | | Φpt | -2.4632 | 0.7642 | 0.40562 | 2 | 5.5368 |
| | <i>L. pardalis</i> | Φp | 99.1101 | 0.00 | 0.89371 | 2 | 77.0852 |
| | | Φpt | 103.3686 | 4.2585 | 0.10629 | 4 | 764745 |
| | <i>P. yagouaroundi</i> | Φp | 2.00 | 0.00 | 1.00 | 1 | 0.00 |
| | <i>L. wiedii</i> | Φp | 27.404 | 0.00 | 0.99914 | 2 | 21.004 |
| | | Φpt | 41.5169 | 14.1129 | 0.00086 | 4 | 20.1836 |

Para el análisis de los patrones de actividad, un registro independiente incluyó todas las fotografías tomadas a una especie, dentro de un lapso de 1 h por cada estación de trampeo (Di Bitetti et al., 2006; Hernández-Sánchez et al., 2017). Se tomaron como activas las horas en las cuales la especie aparecía en las fotos y el resto, como horas de descanso; posteriormente, se dividieron las 24 h del día en periodos de 1 h, cada registro fotográfico fue clasificado dentro de estos intervalos (Di Bitetti et al., 2010; Pérez-Irineo, 2014; Hernández-Sánchez et al., 2017). Las especies fueron clasificadas en diurnas, nocturnas o crepusculares, con base en los periodos o intervalos en los cuales hubiera máxima actividad. El crepúsculo se consideró de 6:00 a 8:00 y de 18:00 a 20:00 horas, el día abarcó de 8:00 a 18:00, y la noche de 20:00 a 6:00 horas (Monroy-Vilchis et al., 2011; Pérez-Irineo, 2014).

Los datos se agruparon en 3 categorías: depredador tope (*Panthera onca* + *Puma concolor*), felinos menores (*Leopardus wiedii* + *Puma yagouaroundi*) y, finalmente, *L. pardalis* como mesodepredador. Se comparó el patrón de actividad de las especies entre tipos de cobertura vegetal

por medio de técnicas de estadística circular (Hernández-Sánchez et al., 2017; Pérez-Irineo, 2014; Romero-Muñoz et al., 2010), con la prueba no paramétrica de Mardia-Watson-Wheeler y en el caso de que el número de datos fuera menor a 10, pero mayor a 5, se utilizó la prueba U^2 de Watson (Pérez-Irineo, 2014; Hernández et al., 2017; Zar, 1999). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con el programa Oriana versión 4 (Kovach Computing Services, 2011), las pruebas se consideraron significativas a una $p < 0.05$.

Para estimar la coexistencia, se utilizaron modelos de ocupación de 2 especies - 1 temporada, que incluye 2 parámetros, la probabilidad de detección (ρ , probabilidad de que un individuo sea registrado, estando presente en un punto de muestreo) y la probabilidad de coexistencia (ψ : ψ^A = probabilidad de que la categoría A esté presente independientemente de la categoría B; ψ^{BA} = probabilidad de que ambas categorías estén presentes; ψ^{Ba} = probabilidad de que la categoría B esté presente independientemente de la categoría A; Mackenzie et al., 2006). Se construyeron matrices de detección donde cada mes fue una ocasión

de muestreo, se agruparon los datos en 3 categorías: depredadores topes, felinos menores y mesodepredador. Los modelos se construyeron considerando si la probabilidad de detección (p) variaba con el tiempo, expresado en estacionalidad climática ($\psi_{\text{temporadas}}$), si permanecía igual en todo el periodo de muestreo (ψ), o era diferente a lo largo de todo el estudio (ψ_{p}). Los análisis se realizaron por tipo de cobertura vegetal y la selección del mejor modelo se llevó a cabo por medio del quasi-criterio de información de Akaike (QAIC, Burnham y Anderson 2002). Para la construcción y análisis de los modelos se utilizó el programa Presence 12.1 (Hines, 2006).

Resultados

Con un esfuerzo total de muestreo de 22,630 días trampa (7,300 para bosque de pino y, 7665 para la zona antropizada y bosque mesófilo de montaña) se obtuvieron 1,189 registros fotográficos de felinos; de ellos, 270 fueron registros independientes (RI): 215 para la zona antropizada, 36 para el bosque mesófilo de montaña y 19 para el bosque de pino. De los RI se reportan 5 especies: *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *L. wiedii* y *Puma yagouaroundi*. En la zona antropizada, se registró la presencia de todas las especies, para el bosque de pino estuvo ausente únicamente *P. onca* y en el bosque mesófilo de montaña, únicamente se registró a *P. onca*, *L. pardalis* y *L. wiedii*.

Se obtuvieron 50 registros independientes para *L. wiedii* y se identificaron 9 individuos. Para *P. yagouaroundi* se obtuvieron 6 registros independientes y se identificaron 3 individuos. Para *L. pardalis* se obtuvieron 193 registros independientes y se identificaron 11 individuos. Se obtuvieron 7 registros independientes para *P. concolor* y se identificaron 3 individuos, mientras que para *P. onca* se obtuvieron 14 registros independientes y se identificaron 3 individuos. Para los 3 tipos de cobertura vegetal, en todas las especies se tomó como mejor modelo el reducido (Φ), ésto es, aquel en el que tanto la supervivencia como las probabilidades de captura son constantes. Sin embargo, para *P. onca*, *P. concolor*, *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*, en algunos sitios solamente se evaluó y tomó en cuenta el modelo reducido (Φ) debido al número pequeño de datos entre temporadas (tabla 2).

En la zona antropizada, la densidad estimada para *L. pardalis* fue 1.82 individuos/km², 2.24⁻¹⁵ individuos/km² para *P. yagouaroundi*, 0.57 individuos/km² para *L. wiedii*, 0.76 individuos/km² para *P. concolor* y para *P. onca* 3.48 individuos/km², respectivamente. En el bosque de pino, la densidad estimada para *L. wiedii* fue 1.25 individuos/km², para *P. yagouaroundi* 0.34 individuos/km²; para *L. pardalis* 2.08⁻¹⁵ individuos/km², finalmente, 1.52e-14

individuos/km² para *P. concolor*. Para el bosque mesófilo de montaña, la densidad estimada para *L. wiedii* fue de 5.22 individuos/km², 0.50 individuos/km² para *P. onca* y 0.61 individuos/km² para *L. pardalis* (los cálculos para *L. pardalis* fueron basados en individuos observados, ya que no hubo recapturas y no se pudo estimar el tamaño poblacional) (tabla 3).

En cuanto a los patrones de actividad, se obtuvieron en total 301 registros independientes. No se encontraron diferencias significativas en la actividad de las especies que fueron clasificadas en las categorías: felinos menores y depredadores tope entre temporadas. Para la categoría mesodepredador, no se pudo realizar la comparación entre tipos de cobertura debido a la escasez de datos para el bosque mesófilo de montaña y bosque de pino. Sin embargo, no hubo diferencia significativa entre temporadas para la zona antropizada; por lo tanto, se agruparon los datos como una sola muestra.

Los datos para la categoría de depredadores tope, debido a su bajo número, se agruparon como una sola muestra. En la categoría felinos menores, no hubo diferencia significativa entre temporadas, se agruparon los datos de ambas temporadas como una sola muestra comparándose entre coberturas.

Hubo diferencia significativa entre el bosque mesófilo de montaña y el bosque de pino ($W = 7.529$, $p = 0.023$) y entre bosque de pino y zona antropizada ($W = 7.879$, $p = 0.019$). Por lo cual, la comparación entre las categorías felinos menores y mesodepredador se realizó por cobertura vegetal. El mesodepredador presentó mayor actividad nocturna (79%) que diurna (11%) y crepuscular (10%), con máximos de actividad de 23:00 a 05:00 horas (fig. 2). La categoría depredadores tope, mostró mayor actividad diurna (64%) que nocturna (36%), con máximos de actividad a las 08:00 y 18:00 horas. Hubo diferencia significativa con la actividad del mesodepredador ($W = 10.255$, $p = 0.006$).

Los miembros de la categoría felinos menores, presentó mayor actividad nocturna (85%) que diurna (15%) en el bosque mesófilo de montaña, con máximos de actividad de 04:00 a 06:00 horas. No hubo diferencia significativa con la actividad del mesodepredador ($W = 1.566$, $p = 0.457$). En el bosque de pino, presentaron mayor actividad diurna (63%) que nocturna y crepuscular (25 y 12%, respectivamente), con máximos de actividad a las 09:00 horas y mostró diferencia significativa con la actividad del mesodepredador ($W = 7.448$, $p = 0.024$). En la zona antropizada, presentaron mayor actividad nocturna (54%) que diurna y crepuscular (23% cada una), con máximos de actividad de 23:00 a 04:00 horas y hubo diferencia significativa con la actividad del mesodepredador ($W = 2.997$, $p = 0.223$).

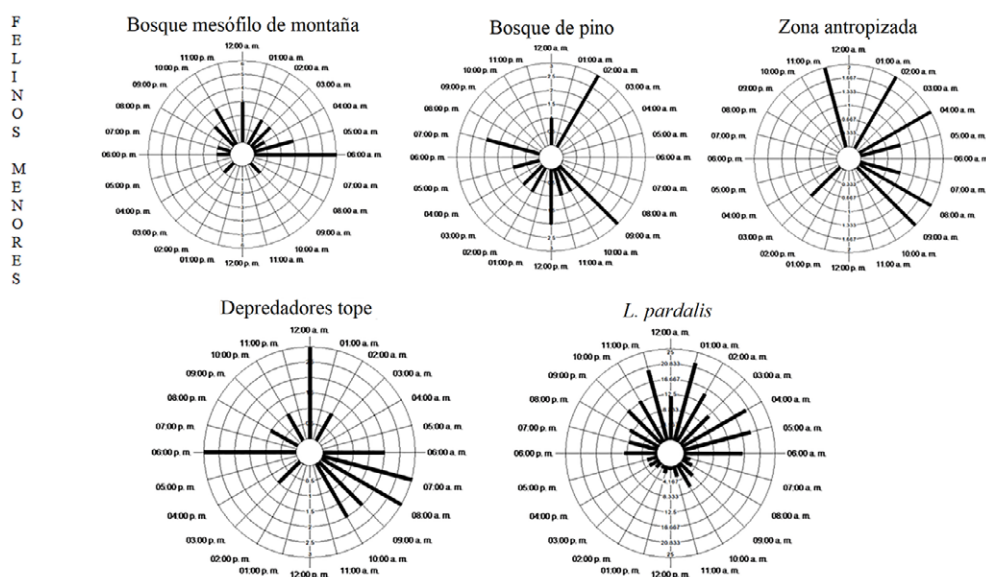


Figura 2. Patrón de actividad de los félidos presentes en Santiago Comaltepec, Oaxaca, México.

Para la coexistencia, se analizaron 1,189 fotografías y se agruparon en 3 categorías. Para los 3 tipos de cobertura vegetal, en todas las combinaciones (depredadores tope vs. *L. pardalis*, felinos menores vs. *L. pardalis* y felinos vs. *L. pardalis*), se tomó como mejor modelo el reducido (ψ_r), éste es, el modelo en el cual las probabilidades de detección y de ocupación son constantes a lo largo de todo el muestreo. Con excepción de la categoría depredadores tope en bosque mesófilo de montaña y zona antropizada, el mejor modelo fue el que incluyó variación entre temporadas ($\psi_{temporadas}$). Este modelo predice que la probabilidad de detección y la de ocupación es diferente entre temporadas climáticas (lluvia y sequía) (tabla 4).

El valor de coexistencia para depredadores tope y *L. pardalis* en el bosque mesófilo de montaña fue de 1.00, o sea, total coexistencia; 0.00, es decir alopátricos, en el bosque de pino y 0.67 para la zona antropizada. Para felinos menores y *L. pardalis* en el bosque mesófilo de montaña y el bosque de pino fue de 1.00 y 0.67 para la zona antropizada.

Discusión

La abundancia de las especies registradas es similar a la de otros estudios en la zona, tal es el caso de *P. onca* (Alfaro, 2006; Luna, 2008), *L. wiedii* (Luna, 2008) y *P. concolor* (Aldape-López, 2011). Hernández-Sánchez et al. (2017) registraron en la sierra Norte a las mismas 5 especies que en este estudio (*P. onca*, *P. concolor*,

L. pardalis, *P. yagouaroundi* y *L. wiedii*), con valores similares de abundancia.

Aunque se sabe que utilizar el área del polígono mínimo convexo para estimar la densidad puede tener como consecuencia la sobreestimación de la densidad poblacional, en este estudio la densidad alta de *L. wiedii* en el bosque mesófilo de montaña probablemente se debe más bien a que el ambiente representa un hábitat adecuado y de buena calidad para la especie (De Oliveira, 1998a; Hernández-Sánchez et al., 2017), pues aquí se obtuvieron valores considerablemente mayores (5.22 ind/km²) que los obtenidos en el bosque de pino y la zona antropizada (1.25 y 0.57 individuos/km², respectivamente). *Leopardus wiedii* presenta hábitos arborícolas y utiliza huecos de árboles como madrigueras, por lo tanto, la estructura de la vegetación de la zona posiblemente le proporciona refugio contra depredadores y le asegura mayor éxito en la cacería (De Oliveira, 1998a; Hernández-Sánchez et al., 2017).

En la zona antropizada se presentó el efecto pardalis, ya que la abundancia y densidad de *L. wiedii* fueron menores a las de *L. pardalis* como se ha registrado en otras zonas donde ambas coexisten (De Oliveira et al., 2010; Di Bitetti et al., 2010; Hernández-Sánchez et al., 2017). Por ejemplo, en Sudamérica *L. tigrinus*, *L. wiedii*, *P. yagouaroundi* y *L. geoffroyi*, presentan una abundancia que es en promedio 3.5 veces menor que en áreas donde *L. pardalis* es abundante (De Oliveira et al., 2010; Di Bitetti et al., 2010). No hay muchos datos sobre la densidad poblacional de *L. wiedii*; sin embargo, el número de

Tabla 2

Descripción de modelos candidatos de ocupación para poblaciones de félidos en 3 tipos de cobertura vegetal (BMM = bosque mesófilo de montaña; BP = bosque de pino; ZA = zona antropizada); p = probabilidad de detección; ψ = ocupación, t = tiempo; QAICc = cuasi-criterio de información de Akaike; δ QAICc = diferencias entre el modelo respectivo y el mejor modelo; peso QAICc = contribución relativa de cada modelo respecto de la suma de todos los modelos.

| Cobertura vegetal | Categoría | Modelo | QAICc | δ QAICc | Peso QAICc | Número de parámetros |
|-------------------|--|------------|--------|----------------|------------|----------------------|
| BMM | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | Temporadas | 73.87 | 0.00 | 0.7756 | 13 |
| | | Reducido | 76.35 | 2.48 | 0.2244 | 8 |
| | | Completo | 155.36 | 81.49 | 0.00 | 63 |
| BMM | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 176.36 | 0.00 | 0.9789 | 8 |
| | | Temporadas | 184.03 | 7.67 | 0.0211 | 13 |
| | | Completo | 254.06 | 77.7 | 0.00 | 63 |
| BMM | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 192.91 | 0.00 | 0.9766 | 8 |
| | | Temporadas | 200.37 | 7.46 | 0.0234 | 13 |
| | | Completo | 279.31 | 86.4 | 0.00 | 63 |
| BP | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 134.59 | 0.00 | 0.9597 | 8 |
| | | Temporadas | 140.93 | 6.34 | 0.0403 | 13 |
| | | Completo | 220.63 | 86.04 | 0.00 | 63 |
| BP | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 134.59 | 0.00 | 0.9597 | 8 |
| | | Temporadas | 140.93 | 6.34 | 0.0403 | 13 |
| | | Completo | 220.63 | 86.04 | 0.00 | 63 |
| BP | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 142.09 | 0.00 | 0.9554 | 8 |
| | | Temporadas | 148.22 | 6.13 | 0.0446 | 13 |
| | | Completo | 231.04 | 88.95 | 0.00 | 63 |
| ZA | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | Temporadas | 366.9 | 0.00 | 0.9999 | 13 |
| | | Reducido | 386.1 | 19.2 | 0.0001 | 8 |
| | | Completo | 409.43 | 42.53 | 0.00 | 63 |
| ZA | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 376.14 | 0.00 | 0.9735 | 8 |
| | | Temporadas | 383.35 | 7.21 | 0.0265 | 13 |
| | | Completo | 414.2 | 38.06 | 0.00 | 63 |
| ZA | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | Reducido | 408.76 | 0.00 | 0.9025 | 8 |
| | | Temporadas | 413.21 | 4.45 | 0.0975 | 13 |
| | | Completo | 443.95 | 35.19 | 0.00 | 63 |

registros suele ser menor en comparación con *L. pardalis* en diversas regiones (Di Bitetti et al., 2010; Hernández-Díaz et al., 2012; Hernández-Sánchez et al., 2017).

En la zona antropizada se encuentran remanentes de selva alta perennifolia, en los cuales se presentaron valores relativamente altos de densidad poblacional de *L. pardalis* (1.82 ind/km²), en comparación con lo registrado por Hernández-Sánchez et al. (2017) (0.66 ind/km²) en una selva mediana perennifolia en la sierra Norte, por Del Río-García et al. (2014) (0.42 ind/km²) en un bosque tropical en la sierra Norte, en una selva tropical en Los

Chimalapas (0.38 ind/km²), por Pérez-Irineo y Santos-Moreno (2014). Por el contrario, en el bosque mesófilo de montaña, la densidad baja de *L. pardalis* pudo representar una disminución de la competencia o de la depredación intragremio (Hernández-Sánchez et al., 2017), por lo tanto, permitió registrar una mayor densidad de *L. wiedii* que de *L. pardalis* (5.22 vs. 0.61 individuos/km², respectivamente), tal como sucedió en los Andes Ecuatoriales, donde *L. pardalis* fue poco frecuente y la abundancia fue mayor para *L. wiedii* (Vanderhoff et al., 2011). En la zona antropizada, los valores fueron más bajos, probablemente porque se

Tabla 3

Abundancia, densidad y parámetros asociados al modelo Φp para félidos en 3 tipos de cobertura vegetal en la sierra Norte de Oaxaca (BMM = bosque mesófilo de montaña; BP = bosque de pino; ZA = zona antropizada); D = número estimado de individuos/km²; ϕ = probabilidad de supervivencia; p = probabilidad de captura; t = tiempo; EE = error estándar.

| Cobertura vegetal | Especie | Abundancia | Densidad | p (E.E) | ϕ (E.E) |
|-------------------|------------------------|------------|----------|--------------------|----------------|
| BMM | <i>P. onca</i> | 1.66 | 0.5 | 0.60 (0.21) | 1.00 (0.00) |
| | <i>L. pardalis</i> | | 0.61 | 0.00 | 0.19 (0.84E-8) |
| | <i>L. wiedii</i> | 17.08 | 5.22 | 0.29 (0.07) | 1.00 (0.00) |
| BP | <i>P. concolor</i> | 4.39E-14 | 1.52E-14 | 0.22E-14 (0.41E-6) | 0.02 (0.89) |
| | <i>L. pardalis</i> | 6.00E-15 | 2.08E-15 | 0.16E-15 (0.10E-6) | 0.02 |
| | <i>P. yagouaroundi</i> | 1 | 0.34 | 1.00 (0.21E-7) | 0.50 (0.35) |
| | <i>L. wiedii</i> | 3.62 | 1.25 | 0.55 (0.17) | 0.87 (0.09) |
| ZA | <i>P. onca</i> | 27.99 | 3.48 | 0.07 (0.06) | 1.00 (0.91E-8) |
| | <i>P. concolor</i> | 6.12 | 0.76 | 0.32 (0.36) | 0.75 (0.26) |
| | <i>L. pardalis</i> | 14.69 | 1.82 | 0.54(0.07) | 0.96(0.02) |
| | <i>P. yagouaroundi</i> | 1.80E-14 | 2.24E-15 | 0.11E-15 (0.21E-7) | 0.19 (0.44E-7) |
| | <i>L. wiedii</i> | 4.6 | 0.57 | 0.43 (0.19) | 0.94 (0.13) |

Tabla 4

Descripción del mejor modelo de ocupación por categoría y cobertura vegetal de félidos presentes en la sierra Norte de Oaxaca (BMM = bosque mesófilo de montaña; BP = bosque de pino; ZA = zona antropizada); ψ^A = probabilidad de que la categoría A esté presente independientemente de la categoría B; ψ^{BA} = probabilidad de que ambas categorías estén presentes; ψ^{Ba} = probabilidad de que la categoría B esté presente independientemente de la categoría A; E.E = error estándar.

| Cobertura vegetal | Categoría | Modelo | ψ^{Ab} (E.E) | ψ^{BA} (E.E) | ψ^{Ba} (E.E) |
|-------------------|--|------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| BMM | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | ψp_t | 0.1049 (0.0722) | 1.0000 (0.0000) | 1.0000 (0.0003) |
| BMM | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.1282 (0.1003) | 1.0000 (0.0000) | 0.6569 (0.2236) |
| BMM | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.1665 (0.0929) | 1.0000 (0.0000) | 0.7839 (0.2944) |
| BP | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.5000 (1.1144) | 0.0000 (0.0000) | 1.0000 (0.0000) |
| BP | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.4796 (0.1423) | 1.0000 (0.0000) | 0.1639 (0.41805) |
| BP | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.5611 (0.1563) | 1.0000 (0.0000) | 0.2747 (0.36265) |
| ZA | Depredadores tope vs. <i>L. pardalis</i> | ψp_t | 0.8577 (0.1002) | 0.6700 (0.1227) | 1.0000 (0.0000) |
| ZA | Felinos menores vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.8189 (0.0870) | 0.6784 (0.1236) | 0.3107 (0.2914) |
| ZA | Felinos vs. <i>L. pardalis</i> | ψp | 0.8145 (0.0863) | 0.7450 (0.1233) | 0.2651 (0.2318) |

encuentra en constante cambio, con presencia continua de personas, puesto que está conformada por potreros y zonas de cultivo, lo que ocasiona fragmentación en la vegetación y se sabe que la presencia de *L. wiedii* está fuertemente relacionada con coberturas arbóreas densas y baja perturbación antropogénica (De Oliveira, 1998a; Hernández-Sánchez et al., 2017; Sunquist y Sunquist, 2002).

Puma yagouaroundi presentó mayor densidad en el bosque de pino (0.34 individuos/km²); mientras que en

la zona antropizada mostró un valor muy bajo (2.24⁻¹⁵ individuos/km²). En diferentes estudios conducidos en el sureste mexicano y Sudamérica, esta especie también muestra densidades bajas, estos datos contrastan con lo que comúnmente se cree acerca de esta especie (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2013, 2014; Del Río-García et al., 2014; Hernández-Sánchez et al., 2017). Hay pocos datos acerca de su biología, sin embargo, es el felino neotropical de talla pequeña con la mayor flexibilidad en cuanto a requerimientos de hábitat. Raramente se encuentra en el

interior de los bosques tropicales, parece preferir zonas de borde o áreas abiertas (De Oliveira, 1998b). En este caso, se registró en la zona antropizada en las zonas abiertas, pero escasamente.

La densidad baja de *P. onca* y *P. concolor* era esperada debido a su talla corporal grande y a que en otras zonas se han registrado con abundancias bajas en comparación con otros felinos de menor talla, esto por las grandes extensiones territoriales que requieren (Davis et al., 2011; Di Bitetti et al., 2010; Pérez-Irineo, 2014). En la zona agrícola, ambas especies estuvieron coexistiendo, aunque *P. onca* mostró mayor densidad que *P. concolor* (3.48 y 0.76 individuos/km², respectivamente), como ha ocurrido en otros ambientes tropicales húmedos (Harmsen et al., 2010; Noss et al., 2006), mientras que en el bosque de pino solo estuvo presente *P. concolor* (1.52⁻¹⁴ individuos/km²) y en el bosque mesófilo de montaña solo *P. onca* (0.5 individuos/km²).

Se registró evidencia de que las especies de mayor talla corporal presentan una limitación en el tamaño poblacional sobre las pequeñas en la zona antropizada debido a la densidad sobresaliente de *P. onca* y *L. pardalis* sobre *P. concolor*, *L. wiedii* y *P. yagouaroundi*. En el bosque mesófilo de montaña no se registró la presencia de *P. concolor*. Cabe recalcar que en este tipo de cobertura, en la temporada de lluvias, se registró la presencia de *L. pardalis*, pero no la de *P. onca*, y en la temporada seca se registró lo contrario, esto también se ha observado en otras regiones del sureste mexicano, posiblemente como respuesta a una menor disponibilidad de alimento, lo cual puede incrementar la tasa de encuentros entre la especie y las trampas cámara, o bien, ser una consecuencia de un muestreo insuficiente (Hernández-Sánchez et al., 2017).

Los félidos registrados en los diferentes tipos de cobertura vegetal presentaron distintos patrones de actividad: los depredadores tope fueron principalmente diurnos (Pérez-Irineo, 2014) y los felinos menores en el bosque mesófilo de montaña principalmente nocturnos. Por otra parte, tanto *L. pardalis* como los felinos menores en el bosque de pino y en la zona antropizada, fueron catemerales, con tendencia a la actividad nocturna para ambas categorías (Cortés-Marcial y Briones-Salas, 2014; Pérez-Irineo, 2014). El patrón de actividad concuerda con lo observado en otros estudios, como es el caso de *L. pardalis*, que mostró 79% de actividad nocturna. Palomo-Muñoz et al. (2014) reportaron 94% como nocturno y 6% diurno. En Los Chimalapas, tuvo más registros nocturnos, aunque también mostró actividad diurna (Pérez-Irineo y Santos Moreno, 2014).

La categoría depredadores tope mostró mayor actividad diurna como lo registrado en Los Chimalapas (Pérez-Irineo y Santos Moreno, 2014), aunque con muy poca diferencia

de la actividad nocturna. En otras regiones como el noreste de Argentina, estas especies son catemerales (Di Bitetti et al., 2010). La actividad de los depredadores tope y *L. pardalis* no se modificó entre tipos de cobertura vegetal ni entre temporadas, pero sí hubo diferencias entre el patrón de actividad de estas 2 categorías. Probablemente *L. pardalis* modifica su patrón de actividad para evitar la depredación intragremio con los depredadores tope.

En la categoría felinos menores, en el bosque mesófilo de montaña y en la zona antropizada, los datos contrastan con lo reportado en otros estudios, donde *L. wiedii* es principalmente nocturno (Di Bitetti et al., 2010; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012; Vanderhoff et al., 2011) y *P. yagouaroundi* principalmente diurno (Buenrostro-Silva et al., 2015; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012), mientras que en este estudio, en el bosque de pino, la actividad reportada fue principalmente diurna (Lira-Torres y Briones-Salas, 2012). Esta categoría mostró diferencia entre los 3 tipos de cobertura vegetal, pero no entre temporadas, esto podría explicarse por la presencia de sus presas, ya que los 3 tipos de cobertura difieren en riqueza de especies (sobre todo en presas potenciales de peso menor a 1 kg, como especies de roedores y algunas aves) y se sabe que en el neotrópico, la actividad de diversas especies de felinos, entre ellos *L. wiedii* (Cassia-Bianchi et al., 2011; Pérez-Irineo, 2014), *L. pardalis* (Pérez-Irineo, 2014), *P. onca* y *P. concolor* (Harmsen et al., 2010; Pérez-Irineo, 2014), se relacionó con la de sus presas.

En la comparación de felinos menores y *L. pardalis*, solo hubo diferencia en la actividad en el bosque de pino, esto podría deberse a la fuerte competencia que ejerce *L. pardalis* sobre *L. wiedii* y *P. yagouaroundi* (De Oliveira et al., 2010; Di Bitetti et al., 2010), que tiene como consecuencia que los felinos menores modifiquen sus patrones de actividad, probablemente para evitar la competencia por recursos y la depredación por parte de *L. pardalis*.

En este estudio, los valores de coexistencia entre los depredadores tope y *L. pardalis* fueron altos para el bosque mesófilo de montaña y la zona antropizada (1 y 0.67, respectivamente), similares a los valores obtenidos en un bosque atlántico brasileño, donde se encontró una correlación positiva entre la ocupación de ocelotes y *Panthera onca* y *Puma concolor* (0.94) (Massara et al., 2017), al igual que con lo observado en un bosque de pino en Belice, donde *L. pardalis* y *P. concolor* ocuparon sitios con abundancia alta de *P. onca* (Davis et al., 2011).

En un estudio reciente en la selva atlántica brasileña, se encontró que la correlación positiva entre depredadores tope y *L. pardalis*, puede ser un indicador de áreas bien conservadas y/o con mayor disponibilidad de presas (Massara et al., 2015; Ritchie y Johnson, 2009). Esto

indica que la ocupación de *L. pardalis* no está limitada por la presencia de los depredadores tope (Di Bitetti et al., 2010; Massara et al., 2017). Por el contrario, se ha encontrado que en áreas con presencia de depredadores tope hay mayor abundancia de *L. pardalis*, lo que sugiere que la presencia de depredadores tope limita la abundancia y la ocupación de *L. pardalis*, siempre que el hábitat se encuentre en buenas condiciones.

El valor de coexistencia más alto entre felinos menores y *L. pardalis* se observó en el bosque mesófilo de montaña y el bosque de pino (1 en ambos casos), probablemente esto se debe al buen estado de conservación de la zona, puesto que *L. wiedii* necesita de áreas con coberturas arbóreas densas, por sus hábitos arborícolas (De Oliveira, 1998a). Este hecho contrasta con el valor de ocupación más bajo observado en la zona antropizada (0.67), probablemente como resultado de una mayor competencia por recursos entre estas especies. Un bajo nivel de coexistencia en las especies sugiere una separación de nichos que facilita su coexistencia (Schoener, 1974). Cabe destacar que hubo un valor alto de coexistencia en el bosque de pino (1), a pesar de que en todo el periodo de muestreo, los registros de felinos en este tipo de cobertura vegetal fueron bajos. Esto se debe probablemente a las actividades humanas, puesto que recientemente se están realizando actividades de aprovechamiento forestal en la zona. Algunas especies como *L. wiedii* y *L. pardalis* tienen hábitos principalmente arborícolas y necesitan coberturas arbóreas densas para subsistir (De Oliveira, 1998a; De Oliveira et al., 2010).

El menor valor de coexistencia observado en la zona antropizada (0.67) indica que probablemente todas las especies presentes en la zona tienen muy bien definidos tanto sus patrones de actividad, como sus presas potenciales, con lo que se evita la competencia directa con las otras especies de felinos presentes.

Agradecimientos

El Instituto Politécnico Nacional de México proporcionó los recursos económicos para la realización del proyecto a través de los Proyectos SIP-20161645 y SIP-20171154. A las agencias municipales de San Martín Soyolapan, La Esperanza y al municipio de Ixtlán de Juárez, por permitirnos trabajar dentro de su territorio. A todos los compañeros que proporcionaron apoyo y compañía durante la fase de campo. A Rodolfo Benigno de los Santos Romero y Jacobo Montes Yedra, que hicieron valiosos comentarios a versiones preliminares del documento.

Referencias

- Aldape-López, C. T. (2011). *Estructura de comunidades de mamíferos carnívoros bajo influencia de manejo forestal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca (Tesis de maestría)*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN. Oaxaca, México.
- Alfaro, E. A. (2006). *Patrones de diversidad de Mamíferos terrestres del Municipio Santiago Comaltepec, Oaxaca, México (Tesis de maestría)*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. IPN. Oaxaca, México.
- Cassia-Bianchi, R., Gati, A. F. A. y Mendes, S. L. (2011). Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoología (Curitiba)*, 28, 127–132. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000100018>
- Buenrostro-Silva, A., Sigüenza-Pérez, D. y García-Grajales, J. (2015). Mamíferos carnívoros del Parque Nacional Lagunas de Chacahua, México: riqueza abundancia y patrones de actividad. *Revista Mexicana de Mastozoología. Nueva época*, 2, 39–54. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2015.5.2.209>
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model selection and inference. A practical information - theoretic approach*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Cooch, E. y White, G. (2014). Program MARK. A gentle introduction. Denver: Colorado State University.
- Cortés-Marcial, M. y Briones-Salas, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62, 1433–1448. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.13285>
- Davis, M. L., Kelly, M. J. y Stauffer, D. F. (2011). Carnivore coexistence and habitat use in the Mountain pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation*, 14, 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00389.x>
- De Oliveira, T. G. (1998a). *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species*, 579, 1–6. <https://doi.org/10.2307/3504400>
- De Oliveira, T. G. (1998b). *Herpailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species*, 578, 1–6. <https://doi.org/10.2307/3504500>
- De Oliveira, T. G., Eizirik, E., Schipper, J., Valderrama, C., Leite-Pitman, R. y Payan, E. (2008). *Leopardus tigrinus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://doi.org/10.2305/iucn.uk.2008.rlts.t11510a3289293.en>
- De Oliveira, T. G., Tortato, M. A., Silveira, L., Kasper, C. B., Mazim, F. D., Lucherini, M. et al. (2010). Ocelot ecology and its effect on the small-Felid guild in the lowland neotropics. En D. W. Macdonald y A. J. Loveridge (Eds.), *Biology and conservation of wild Felids* (pp. 559–596). New York: Oxford University.
- Del Río-García, I. N., Espinoza-Ramírez, M. K., Luna-Krauletz, M. D. y López-Hernández, N. U. (2014). Diversidad,

- distribución y abundancia de mamíferos en Santiago Comaltepec, Oaxaca, México. *Agroproductividad*, 7, 17–23.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, E. y Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36, 403–412. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.04.001>
- Di Bitetti, M. S., Paviolo, A. y de Angelo, C. (2006). Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology*, 270, 153–163. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00102.x>
- ERA (Estudios Rurales y Asesoría, A.C.). (1997). Mapa de vegetación y uso del suelo del municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. México.
- Fretwell, S. D. y Lucas, H. L. (1969). On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19, 16–36. <https://doi.org/10.1007/bf01601953>
- Gause, G. F. (1934). The struggle for existence. En G. F. Gause (Ed.), *The struggle for existence in natural conditions* (pp. 12–26). Baltimore: Williams and Wilkins. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4489>
- Harmen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T. y Doncaster, C. P. (2010). The ecology of jaguars in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. En D. W. Macdonald y A. J. Loveridge (Eds.), *Biology and conservation of wild felids* (pp. 403–416). Nueva York: Oxford University Press.
- Hernández, H. J. C. (2015). Factores de coexistencia entre mamíferos carnívoros: ¿segregar o competir? *Elementos*, 100, 45–52.
- Hernández-Díaz, M., Ramírez-Barajas, P. J., Chávez, C., Schmook, B. y Calmé, S. (2012). Presencia y abundancia relativa de carnívoros en una selva dañada por el huracán Dean (2007). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 790–801. <https://doi.org/10.7550/rmb.33596>
- Hernández-Sánchez, A., Santos-Moreno, A. y Pérez-Irriego, G. (2017). Abundance of mesocarnivores in two vegetation types in the southeastern region of Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 62, 101–108. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-62.2.101>
- Hines, J. E. (2006). PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. Recuperado el 08 diciembre, 2019 de: <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software.html>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). (2002). *Anuario estadístico del estado de Oaxaca. Tomo I*. México D.F.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). (2005). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Santiago Comaltepec, Oaxaca*. México D.F.
- Kelly, M. J. y Holub, E. L. (2008). Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist*, 15, 249–262. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2008\)15\[249:ctoacts\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2008)15[249:ctoacts]2.0.co;2)
- Kissling, M. L., Lewis, S. B. y Pendleton, G. (2010). Factors influencing the detectability of forest owl in southeastern Alaska. *Condor*, 112, 539–548. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090217>
- Kovach Computing Services. (2011). Software Oriana version 4. Recuperado el 08 diciembre, 2019 de: <http://www.kovcomp.co.uk/oriana/oribroc.html>
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. y Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animal: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lindemayer, D. B., Lacy, R. C. y Viggers, K. L. (1998). Modeling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of southeastern Australia using trap-recapture data. *Journal of Zoology*, 245, 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00066.x>
- Lira-Torres, I. y Briones-Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 28, 566–585. <https://doi.org/10.21829/azm.2012.283859>
- Luna, K. M. D. (2008). *Conservación de carnívoros en el área comunal protegida de Santiago Comaltepec, Sierra Madre de Oaxaca, México (Tesis maestría)*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN. Oaxaca, México.
- Mackenzie, D., Nichols, J., Royle, A., Pollock, K., Bailey, L. y Hines, J. (2006). *Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Oxford: Elsevier Academic Press. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[1243:breami\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[1243:breami]2.0.co;2)
- Maffei, L., Noss, A. J., Cuellar, E. y Rumiz, D. I. (2005). Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behavior in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 1–6. <https://doi.org/10.1017/s0266467405002397>
- Massara, R. L., De Oliveira, P. A. M., Bailey, L. L., Doherty, P. F., Hirsch, A. y Chiarello, A. G. (2017). Factors influencing ocelot occupancy in Brazilian Atlantic Forest reserves. *Biotropica*, 50, 125–134. <https://doi.org/10.1111/btp.12481>
- Massara, R. L., Paschoal, A. M. O., Doherty, P. F., Hirsch, J. A. y Chiarello, A. G. (2015). Ocelot population status in protected Brazilian Atlantic Forest. *Plos One*, 10, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141333>
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L. y Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México. *Revista de Biología Tropical*, 59, 373–383. <https://doi.org/10.15517/rbt.v59i1.3206>
- Murray, J. L. y Gardner, G. L. (1997). *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*, 548, 1–10. <https://doi.org/10.2307/3504082>
- Noss, A. J., Kelly, M. J., Camblos, H. B. y Rumiz, D. I. (2006). Pumas y jaguares simpátricos: datos de trampas-cámara en Bolivia y Belize. En R. Bodmer, P. Puertas y M. Antunez

- (Eds.), *Memorias del quinto congreso de Manejo de fauna silvestre en la Amazonía y Latinoamérica* (pp. 229–237). Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, DICE, University of Kent and WCS, Iquitos, Perú.
- Palomo-Muñoz, G., García-Anleu, R., Ponce-Santizo, G. y Moreira-Ramírez, J. (2014). Abundancia, densidad y patrones de actividad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) utilizando trampas cámara en el Biotopo Protegido Dos Lagunas, Petén, Guatemala. *Revista de la Universidad del Valle de Guatemala*, 29, 39–46.
- Pérez-Irineo, G. (2014). *Abundancia y otros parámetros poblacionales de las especies de Carnívora en análisis del uso de recursos e interacciones en un ensamblaje de mamíferos carnívoros (Tesis doctoral)*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN. Oaxaca, México.
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2010). Diversidad de una comunidad de mamíferos carnívoros en una selva mediana del noroeste de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 26, 721–736. <https://doi.org/10.21829/azm.2010.263809>
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2013). Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. *Therya*, 4, 551–564. <https://doi.org/10.12933/therya-13-157>
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2014). Density, distribution, and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests. *Revista de Biología Tropical*, 62, 1421–1432. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12941>
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2015). El Ocelote: el que está marcado con manchas. Conabio. *Biodiversitas*, 117, 7–5.
- Ritchie, E. G. y Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12, 982–998. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x>
- Romero-Muñoz, A., Maffei, L., Cuéllar, E. y Noss, A. J. (2010). Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 303–311. <https://doi.org/10.1017/s0266467410000052>
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- Sollmann, R. M., Malzoni-Furtado, H., Hofer, A. T., Jácomo, A., Mundim-Tôrres, N. y Silveira, L. (2012). Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77, 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.011>
- Sunquist, M. E. y Sunquist, F. C. (2002). *Wild cats of the world*. Chicago: The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226518237.001.0001>
- Trolle, M. (2003). Mammal survey in the southern Pantanal, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 12, 823–836. <https://doi.org/10.1023/a:1022489426920>
- Trolle, M. y Kéry, M. (2003). Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84, 607–614. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0607:eoodit>2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0607:eoodit>2.0.co;2)
- Vanderhoff, E. N., Hodge, A. M., Arbogast, B. S., Nilsson, J. y Knowles, T. W. (2011). Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical*, 18, 271–279.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Nueva Jersey: Prentice-Hall.